

# NATUURFOCUS

Tijdschrift over natuurstudie en -beheer

JAARGANG 22 • N°2 • 2023 Maart | Juni | September | December  
Retouradres: Natuurpunt • Coxiestraat 11 B-2800 Mechelen

bpost / PB-PP  
BELGIE(N) - BELGIQUE

## Kan je Chinese wolhandkrabben terugsturen?



Groene handhaving in Vlaanderen: **de bijzondere veldwachter**  
**Bruine zandoogjes** en nectar • Niets koeler dan **bomen in je stad**

# Nectar als kritische ecologische hulpbron

## Inzichten van Bruine zandoogjes

Hans Van Dyck

Bloemen die door insecten worden bestoven, belonen deze bestuivers meestal met nectar. Nectar wordt geproduceerd in verschillende samenstellingen en hoeveelheden. Recent onderzoek biedt een blik achter de ecologische en evolutionaire complexiteit van nectar. Sommige bloembezoekende insecten rekenen meer op nectar dan andere soorten. We gingen na wat nectarschaarste doet met een dagvlinder die rekt op nectar, het Bruin zandoogje *Maniola jurtina*. Dit artikel brengt een synthese van dit onderzoek en gaat ook in op hoe maai-beheer het nectaraanbod verandert.

### Kort en bondig

- De ene nectar is de andere niet. Het nectaraanbod is het resultaat van meerdere elkaar beïnvloedende factoren.
- Experimenten tonen de negatieve impact van nectarschaarste voor de overleving, het vliegvermogen en de vruchtbaarheid van het Bruin zandoogje.
- Gefaseerd maai-beheer in de vliegperiode verhoogt de dichtheid van en concurrentie tussen graslandvlinders in de niet-gemaaide strook.
- Nectar is een ecologische hulpbron die meer aandacht verdient in het vegetatiebeheer binnen en buiten natuurgebied in tijden van klimaatverandering.

In mythologische verhalen drinken goden gretig van kelken vol nectar (Van Dyck 2021). De historische fictie van dit goddelijke ambrozijn staat echter in schril contrast met de werkelijkheid van deze zoete brij in grote delen van ons ecologisch erg vereenvoudigd landschap (Dainese et al. 2017). Door veranderingen in landgebruik, landbeheer, verspreiding van invasieve planten en door klimaatverandering onderging en ondergaat het nectaraanbod betekenisvolle veranderingen (Wallis de Vries et al. 2012). De gevolgen voor bloembezoekende insecten blijven niet uit. Achter het etiket 'nectar' schuilt bovendien meer variatie en complexiteit dan vaak wordt gedacht. De ene nectar is de andere niet. Nectar speelt een sleutelrol in meerdere relaties tussen planten en bloembezoekende insecten. In dit artikel gaan we in op: een selectie van nieuwe kennis over nectar, de invloed van nectarschaarste voor een voorbeeld van een bloembezoekend insect, het Bruin zandoogje *Maniola jurtina*, en het belang van het nectaraanbod binnen een context van maai-beheer binnen en buiten natuurgebied.

### Nectar: een dynamische ecologische hulpbron

Nectar is een vloeistof die planten produceren als lok- en beloningsmiddel voor bestuivers. Het hoge suikergehalte maakt het een gegeerde voedingsbron voor vliegende insecten. Vliegvermogen vereist immers veel energie, zoals uit suikers. De

hoeveelheid nectar in een bloem is uitermate gering. Hierdoor kan het insect niet anders dan meerdere bloemen bezoeken om voldoende van het spul binnen te krijgen. Die verdeel-en-heersstrategie kan als een evolutionaire strategie van de plant bekeken worden. Omdat de insecten beladen worden met stuifmeelkorrels gaat het bloembezoek voor de plant over seksuele voortplanting, terwijl het voor het insect over voedsel gaat.

De chemische samenstelling van nectar kan erg variëren, zowel binnen als tussen plantensoorten (Palmer-Young et al. 2019). Ook de kleur en de geur zijn variabel. Binnen een populatie produceren sommige genetische varianten meer nectar dan andere, maar over de overerfbaarheid van andere nectareigenschappen is minder geweten (Parachnowitsch et al. 2019). De productie van nectar vergt voor de plant energie en bouwstoffen. Voor soorten met kortlevende bloemen is de kost van nectarproductie beperkt tot slechts 3% van de energie die de plant dagelijks via fotosynthese kan vastleggen, maar bij soorten met langlevende bloemen loopt dat op tot 37% (Nepi et al. 2018). Daarom hangt meer bloei vaak samen met minder groei.

De meest bestudeerde nectarkenmerken zijn het volume en de suikerconcentratie (Parachnowitsch et al. 2019), maar nectar bevat ook tal van andere componenten in variabele hoeveelheden of concentraties: eiwitten, aminozuren (zijnde de



Figuur 1. Een vrouwtje van het Bruin zandoogje drinkt gretig nectar. (© Herman Blockx)

bouwstenen van eiwitten), diverse vetten, vitamines en andere stoffen (Nicolson 2022). Nectarproductie wordt beïnvloed door de omgevingstemperatuur, maar ook door de omgevingsvochtigheid (bv. Bertsch 1983). De bouw van de bloem maakt de toegang voor bepaalde insecten gemakkelijker of net moeilijker (Tiple et al. 2009). De relaties tussen een bloemsoort en de bestuivers (en andere bloembezoekers) zit in een evolutionair patroon van wederzijdse beïnvloeding. Biologen spreken van co-evolutie. De beschikbaarheid van nectar voor een individueel insect wordt niet alleen bepaald door de planten, maar ook door de concurrentie en dus de aantallen van nectardrinkende insecten in de lokale gemeenschap. Van hommels is bijvoorbeeld bekend dat ze bloemen die nog maar recent bezocht werden door andere hommels zullen vermijden (Goulson et al. 1998). Een recente studie toonde dat sommige insectensoorten (bv. grote zweefvliegsoorten) stelselmatig hoger in de dominantie-orde staan voor toegang tot nectar. Wanneer vlinders op een bloem zitten, incasseren ze veel meer aanvallen dan ze er zelf initiëren (Renaud & Root-Bernstein 2023).

Van dagvlinders weten we dat ze belang hechten aan de aminozuren die in nectar te vinden zijn. Experimenten met het Landkaartje *Araschnia levana* toonden mooi aan dat wanneer de rupsen minder kwalitatieve waardplanten als voedsel kregen, ze als volwassen vlinder een duidelijke voorkeur hadden voor nectar die rijker was aan aminozuren (Mevi-Schütz & Erhardt 2005). Door die voorkeur konden de vrouwtjes hun vruchtbaarheid opkrikken. Het is een voorbeeld van ecologische

ingewikkeldheid; de kwaliteit van de waardplant van rupsen kan van invloed zijn op de bloemkeuze van de volwassen vlinder.

Nectar levert energie en bouwstoffen die de vlinder kan aanwenden voor zijn overleving, zijn vliegvermogen of zijn vruchtbaarheid. Die behoeften kunnen anders zijn voor mannetjes en vrouwtjes. Zo bezoeken de vrouwtjes van het Adonisblauwtje *Lysandra bellargus* een breder gamma van beschikbare nectarplanten dan de mannetjes (Rusterholz & Erhardt 2000). Vaak kiezen vrouwtjes voor voedzame nectar die rijk is aan aminozuren, terwijl mannetjes vaker opteren voor suikerrijke 'fastfood' (Ehl et al. 2018). De mate waarin nectar belangrijk is voor het insect is variabel. Sommige soorten rekenen voor hun overleving, mobiliteit en vruchtbaarheid in belangrijke mate op het kapitaal dat ze opbouwden als vetreserves in het rupsstadium. Bij extreme voorbeelden voeden de adulte vlinders zich niet of slechts in beperkte mate. Het Veenhooibeestje *Coenonympha tullia* is bijvoorbeeld minder afhankelijk van nectar dan vele andere vlinders (Bink 1992). Vooral bij nachtvlinders zijn er voorbeelden van soorten waarvan de adulte vlinders zich niet voeden (bv. Nachtpauwoog *Saturnia pavonia*). Bij het ander uiterste doet het adulte insect in belangrijke mate beroep op een inkomen van energie en bouwstoffen uit nectar. Met gepaste chemische technieken kan onderzocht worden in welke mate stoffen uit de nectar ook effectief in de eitjes terechtkomen (O'Brien et al. 2004). De mate waarin een vlinder afhangt van zijn larvaal kapitaal of zijn adulte inkomen uit nectar varieert afhankelijk van de levensstijl en de leefomgeving van de soort (Tamaru & Haukioja 1996).

Dat meerdere dagvlindersoorten erg kieskeurig zijn bij de waardplantkeuze voor het leggen van de eitjes is genoegzaam gekend. Toch wordt er vaak van uitgegaan dat vlinders voor hun nectarkeuze eerder opportunistisch of generalistisch zijn. Dat moet, tenminste voor sommige soorten, bijgesteld worden. Dagvlindersoorten verschillen in de mate waarin ze zich specialiseren op bepaalde nectarplantsoorten in hun leefgebied (Stefanescu & Traveset 2009). Hun bloembezoek weerspiegelt niet zomaar het nectaraanbod. Nectarplantvoorkeur (generalist vs. specialist) is een soortspecifieke eigenschap. Nauwverwante soorten delen vaak hun voorkeur voor bepaalde nectarplanten. Hoe langer de vliegperiode van een soort is, hoe meer uitgesproken de soort generalistisch is voor nectarplanten. Bossoorten hebben meestal een meer gespecialiseerde nectarvoorkeur dan graslandsoorten (Tudor et al. 2004).

De jongste jaren groeide de kennis over de rol van micro-organismen die in nectar leven. Nectar kan zowel door gisten als door bacteriën gekoloniseerd worden en hun microbiële activiteiten kunnen de suikersamenstelling van de nectar wijzigen (Fridman et al. 2012, Klaps et al. 2020). Met hun lange roltong spelen vlinders een rol van betekenis om micro-organismen van de ene bloemkelk naar de andere te transporteren (Olson et al. 2023). Door observationeel en experimenteel onderzoek werd het de jongste jaren duidelijk dat de kwaliteit van nectar niet alleen een zaak is van de plant, maar van een geheel van interacties tussen bezoekende insecten, micro-organismen en de plant binnen een gemeenschap van andere planten (Bogo et al. 2021).

Het nectaraanbod varieert in tijd en ruimte. Het maakt deze essentiële ecologische hulpbron voor tal van insecten tot een dynamische factor, zowel in natuurlijke als antropogene landschappen (Figuur 2).

### Veranderingen in het nectaraanbod

Het traditioneel beheerde kleinschalige landschap met hooilanden, permanente graslanden, kapplekken in bossen en soortenrijke bermen was lange tijd rijk aan diverse nectarbronnen. Door veranderingen in landgebruik en door neveneffecten zoals sterke aanrijking door stikstofverbindingen, is de diversiteit en het aantal wilde bloemen sterk afgenomen. De afname van het nectaraanbod moet erg uitgesproken zijn wanneer de huidige omstandigheden vergeleken worden met die van bijvoorbeeld een eeuw geleden. Hiervoor missen we echter precieze cijfers. Vergelijkingen tussen recentere perioden tonen ook significante afnames in het nectaraanbod. Voor Nederland schatten Wallis de Vries et al. (2012) de terugval in de gemiddelde talrijkheid van wilde bloemen tussen 1994-1995 en 2007-2008 op 34%.

In Groot-Brittannië is de historische terugval in nectar gevolgd door een recente stabilisering en lichte groei van het nectaraanbod op nationale schaal het best gedocumenteerd (Baude et al. 2016). Deze Britse studie leverde bewijs voor substantiële verliezen voor het nectaraanbod in Engeland en Wales tussen de jaren 1930 en 1970. Vanaf het einde van de jaren 1970 stabiliseerde het aanbod om vanaf 1998 tot 2007 opnieuw een positieve trend te tonen. Precieze schattingen van veranderingen

in het bloemenbestand, en dus het nectaraanbod, zijn mij voor Vlaanderen niet bekend. Aangezien de bebouwingsgraad in Vlaanderen verder toenam (van 19,6% in 1985 naar 28,7% in 2021, gegevens Statistiek Vlaanderen) en ook de chronische invloed van hoge stikstofvervuiling bleef doorwerken, kan verwacht worden dat in Vlaanderen een echte kentering van het verlies van wilde bloemen en het nectaraanbod nog niet werd gerealiseerd. Een preciezere analyse voor nectar als belangrijke ecologische hulpbron zou uiteraard wenselijk zijn.

De veranderingen voor het nectaraanbod beperken zich niet tot de hoeveelheid en verspreiding van nectar in landschappen. Ook klimaatverandering laat zijn invloed na door veranderingen in de bloeiperiode en bloeiduur van bloemplanten. In landschappen met meer topografische variatie bestaat er een meer uitgesproken ruimtelijke mozaïek in de timing en de fenologie van het nectaraanbod (Hindle et al. 2015). Bovendien verandert ook de relatieve nectarbehoefte van vlinders bij andere omgevingstemperaturen (Clissold & Simpson 2015).

In nectar kunnen ook pollutanten (bv. zware metalen, insecticiden) opduiken die de voedselkwaliteit doen afnemen en de nectar zelfs toxisch kunnen maken (Xun et al. 2018). Toxische effecten leiden niet noodzakelijk tot verhoogde mortaliteit (bv. Wintermantel et al. 2020), maar kunnen ook inwerken op het zenuwstelsel en het gedrag van de insecten, met negatieve



Figuur 2. Vegetaties met een rijk en divers nectaraanbod zijn in grote delen van ons landschap een schaars goed. (© Vilda/Yves Adams)

## Box 1: Bruin zandoogje, leerzaam model voor ecologie en evolutiebiologie

Als nectar drinker en verspreid voorkomende graslandsoort is het Bruin zandoogje een interessant insect voor ecologisch onderzoek en monitoring. De vlinder vliegt in slechts één generatie en kan plaatselijk behoorlijk hoge dichtheden bereiken als de leefomstandigheden gunstig zijn. Dat maakt de vlinder nuttig voor merk-hervangstonderzoek om mobiliteit doorheen verschillende agrarische landschappen in te schatten.

In de jaren 1950 deed Bruin zandoogje dienst als dankbare studiesoort voor het pionierswerk van de invloedrijke Britse bioloog E.B. Ford in het toen gloednieuwe vakgebied van de ecologische genetica (bv. Dowdeswell & Ford 1952). De oogvlekpatronen op de vleugels werden gebruikt als een overefbaar kenmerk om natuurlijke selectie in actie te bestuderen. Dat werk werd in de jaren 1980 verdergezet en uitgebreid naar mobiliteitsonderzoek door een andere invloedrijke vlinderbioloog, Paul Brakefield (Brakefield 1982). Vooral de jongste decennia werd dan verder gebouwd aan het begrijpen van vlinderverplaatsingen in agrarische landschappen met

opnieuw Bruin zandoogje als graag gebruik studiemodel (bv. Quin et al. 2008, Delattre et al 2010, Villemey et al. 2016, Evans et al. 2019)



Bruin zandoogje (© Dirk Maes)

gevolgen voor hun overleving en voortplantingssucces (bv. James 2019). Dergelijke effecten kregen nog maar weinig aandacht in Vlaanderen of België.

### Nectarschaarste en lessen van Bruin zandoogje

In het tweede deel van dit artikel zoomen we in op observatief en experimenteel studiewerk uit ons onderzoeksteam. We gingen de invloed na van nectarschaarste op de overleving, het gedrag en het voortplantingssucces van een dagvlinder. De studiesoort van dienst was het Bruin zandoogje (**Figuur 1 en 3, Box 1**). Deze algemene typische graslandvlinder heeft een belangrijke nectarbehoefte en vliegt in één generatie in de zomer, die onder invloed van klimaatopwarming vroeger aanvangt (Maes et al. 2013). De waardplanten van de rupsen omvatten meerdere grassoorten zoals Kroppaar *Dactylis glomerata* of Rood



Figuur 3. Het Bruin zandoogje is een dagvlinder met een belangrijke nectarbehoefte. (© Johan Paulussen)

zwenkgras *Festuca rubra*. Mannetjes van het Bruin zandoogje vliegen vaker dan vrouwtjes (Merckx & Van Dyck 2002). Het is een van de soorten die in heel Europa opgevolgd worden in het kader van de EU-graslandvlinderindicator (van Swaay et al. 2019).

### Veldstudie nectarrijk en -arm leefgebied

We verzamelden gegevens over nectaraanbod en -gebruik door Bruin zandoogje in twee nectarrijke en twee nectararmere graslanden in de Famennestreek (Lebeau et al. 2017). De nectarrijke graslanden hadden tenminste al vijftig jaar een extensief maaibeheer met slechts één maaibeurt per jaar (na eind juni). De nectararme graslanden waren voormalig intensief beheerde graslanden die nu in omvormingsbeheer zitten, maar duidelijk een geringer aanbod wilde bloemen hadden dan de andere graslanden. In erg intensief beheerd grasland met nauwelijks nectar is Bruin zandoogje niet of hoogstens sporadisch aanwezig.

In de graslanden werd het bloemenaanbod geschat door tellingen in een reeks proefvlakken van 1 m<sup>2</sup> langs enkele transecten. In de studiegaslanden werden individuele Bruine zandoogjes gevolgd en met een gps-toestel werd hun vliegpatroon geregistreerd. Er werden ook aantekeningen gemaakt van hun gedrag. De bloemsoorten waarop de gevolgde vlinder neerstreek om nectar te drinken werden opgetekend. Naderhand werd langs het gevlogen traject ook het beschikbare aanbod aan bloemen in kaart gebracht (in een zone 50 cm links en 50 cm rechts van het traject). Voor een gedetailleerde bespreking van de methoden kan je bij Lebeau et al. (2017) terecht.

In totaal detecteerden we 24 bloemdragende plantensoorten langs de transecten en 39 langs de vliegtrajecten van de gevolgde vlinders. De aantallen Bruine zandoogjes langs de

transecten in de nectarrijke graslanden waren gemiddeld ongeveer het dubbele van de aantallen in de nectararmere graslanden. De meeste bloemplanten werden zelden of nooit bezocht. Voorbeelden van frequent aanwezige soorten die nooit bezocht werden, waren Gewone rolklaver *Lotus corniculatus* en Kantig hertshooi *Hypericum dubium*. In de nectarrijke graslanden maakten zowel de mannetjes als de vrouwtjes proportioneel meer gebruik van Gewoon knooppkruid *Centaurea jacea* en distels *Cirsium* sp. Als deze geprefereerde nectarbronnen niet aanwezig waren, zoals typisch in de nectararme graslanden, bezocht het Bruin zandoogje vooral Rode klaver *Trifolium pratense* of Gewone margriet *Leucanthemum vulgare*.

Bloembezoek op Rode klaver was gemiddeld significant korter dan bloembezoek op Knooppkruid. Het nectardrinken duurde gemiddeld langer bij vrouwtjes dan bij mannetjes. In de nectarrijke graslanden maakten de vlinders zelden lange vluchten, terwijl deze vaker werden vastgesteld in de nectararme graslanden. Bovendien werden in die laatste context vaker bloemen genegeerd langs het gevlogen transect. Hoewel het Bruin zandoogje te boek staat als een generalist voor bloembezoek, wees onze studie toch op voorkeuren voor enkele bloemsoorten, hoewel ook andere bloemsoorten occasioneel werden bezocht. Vanuit de veldobservaties kon afgeleid worden dat in de onderzochte bloemrijke graslanden vooral Gewoon knooppkruid in de smaak viel en dat bij afwezigheid van die nectarplant Rode klaver als het meest gebruikte alternatief in de nectararmere graslanden gold.

We voerden ook nog een 'voedertafelexperiment' uit. We brachten in de verschillende graslanden een arrangement met elders geplukte bloemen aan. Het betrof een schikking van 18 vers geplukte stengels met bloem die elk in een buisje met water werden gehouden: 9 exemplaren van Gewoon knooppkruid en 9 van Rode klaver (**Figuur 4 en 5**). Voor technische details verwijzen we naar Lebeau et al. (2016a). Nectarplanten die van nature groeiden op de plek waar we het bloemenarrangement installeerden werden verwijderd, alsook in een zone van 1 meter rond de installatie. De manier waarop Bruine zandoogjes reageerden op ons extra voedselaanbod in hun leefgebied bleek erg anders in de nectarrijke dan in de nectararmere graslanden. In de nectararmere graslanden trok ons aangeboden bloemenarrangement meer dan 18 keer meer Bruine zandoogjes dan in nectarrijke graslanden (gemiddeld aantal bezoeken van drinkende vlinders in 2 uur tijd ( $\pm$  standaardfout):  $27,8 \pm 6,1$  tegenover  $1,5 \pm 0,6$ ). Herinner dat in de nectararmere graslanden de aantallen Bruine zandoogjes wel net lager zijn dan in de nectarrijke. Met andere woorden, de zandoogjes in de voedselarme omgeving werden veel meer aangezogen tot de aangeboden nectar. Bovendien bleven de vlinders significant langer drinken in de nectararme graslanden ( $381 \pm 116$  sec tegenover  $127 \pm 64$  sec). Dit experiment bevestigt dat de vlinders in nectararme leefomstandigheden inderdaad een gelimiteerde toegang tot nectar als ecologische hulpbron hebben.

#### Wat doet nectarschaarste met Bruine zandoogjes?

De veldobservaties en het experiment bevestigen dat Bruine zandoogjes voedselschaarste ondervinden in nectararmere graslanden. We wilden weten wat die schaarste betekent voor

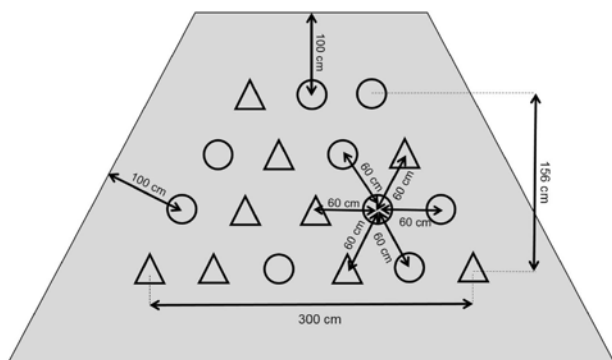


Figuur 4. Nectar van het Gewoon knooppkruid (rechts) geniet de voorkeur van het Bruin zandoogje, maar bij afwezigheid in eerder nectararme graslanden zal de vlinder vooral Rode klaver (links) gebruiken. (© Vilda/Yves Adams).

hun overleving, mobiliteit en vruchtbaarheid. In buitenvliegkooien simuleerden we in eerste instantie twee contrasterende leefmilieus: een nectarrijke tegenover een nectararme omgeving. Dit experiment simuleert de situatie zoals die zich voordoet in het veld: veel geprefereerde nectarplanten (Gewoon knooppkruid) tegenover weinig niet geprefereerde nectarplanten (Rode klaver). Zowel kwantiteit als kwaliteit van de nectar verschilt dus tussen de twee behandelingen. In de twee kooien die om de beurt een van de twee behandelingen kregen, werden dan eenzelfde aantal jongvolwassen Bruine zandoogjes losgelaten. Bij vlinders kan de relatieve leeftijd van adulten geschat worden op basis van de mate van vleugelschade. De zandoogjes bleven 48 uur in een van beide kooien en werden dan individueel opgevolgd in kleine kooien in het laboratorium, waarbij ze vanaf dan dezelfde toegang hadden tot artificiële nectar (honingwater op wattenproppen). Lebeau et al. (2016a) biedt een gedetailleerde en technische bespreking van de studie.

De overleving van de vlinders verminderde uitgesproken na de nectararme behandeling: -22,8% voor de vrouwtjes en -43,2% voor de mannetjes tegenover de overleving in de nectarrijke behandeling. We konden ook aantonen dat ze meer van hun vetreserves verbruikten na de nectararme behandeling (Lebeau et al. 2016a). In de vliegkooien merkten we dat de Bruine zandoogjes in de nectararme behandeling minder actief waren en minder vlogen dan in de nectarrijke behandeling. Al deze resultaten wijzen op een sterke negatieve impact van nectarschaarste op de overleving, de mobiliteit en de lichaamsreserves die samenhangen met overleving en vruchtbaarheid.

Vervolgens hebben we een complexer experiment opgezet, waarin we nectarkwantiteit en -kwaliteit afzonderlijk lieten variëren in vier behandelingen in buitenvliegkooien: (1) veel van de geprefereerde bloemsoort (Gewoon knooppkruid), (2) weinig van de geprefereerde bloemsoort, (3) veel van de niet-geprefereerde bloemsoort (Rode klaver) en tenslotte (4) weinig van de niet-geprefereerde bloemsoort. Bovendien gebruikten we twee verschillende groepen van Bruine zandoogjes. De ene groep was afkomstig uit graslanden met veel nectar en de andere groep kwam uit grasland met veel minder beschikbare nectar.



Figuur 5. Schematische voorstelling van de 'voedertafel' met bloeiende stengels van Gewoon knoopkruid (cirkels) en Rode klaver (driehoekjes) die werd aangeboden in nectarrijke en nectararmere graslanden om de respons van de plaatselijke Bruine zandoogjes te onderzoeken. (bron: Lebeau et al. 2016a)

Dat leverde diverse meer getailleerde inzichten op (Lebeau et al. 2018). Zo bleek in het lastigste voedselregime (weinig van de niet-geprefereerde nectar) een stevige 40% van de vrouwtjes zich niet voort te planten. In de andere regimes bleef dat percentage beperkt (circa 7%). Een omgeving met veel geprefereerde nectar ging gepaard met de hoogste overleving. In het lastigste voedselregime nam de vruchtbaarheid sterk af bij vrouwtjes afkomstig uit graslanden met weinig nectar in vergelijking met vrouwtjes afkomstig uit graslanden met veel nectar. Omdat hier werd gewerkt met wildvang hadden de vlinders uit nectarrijke graslanden voor het experiment al meer en geprefereerde nectar kunnen slurpen in vergelijking met de andere groep. Ook deze complexere experimenten tonen de sterke impact van het nectaraanbod in een grasland voor nectardrinkers zoals het Bruin zandoogje. Het wijst op de sterke ecologische differentiatie voor deze vlinders wanneer ze in bloemrijk grasland in natuurreservaten leven tegenover doorgaans intensiever beheerde en dus bloemarmere graslanden daarbuiten.

De studie met Bruine zandoogjes afkomstig uit de contrasterende milieus (Lebeau et al. 2018) toonde ook dat exemplaren uit een nectararme omgeving zwaarder waren bij het begin van het experiment dan soortgenoten uit een nectarrijkere omgeving. Die vaststelling ligt in lijn van evolutionaire verschuivingen langs de gradiënt van zich beroepen op larvaal kapitaal tegenover adult inkomen. Het suggereert dat nectararme omgevingen selecteren voor genetische varianten die meer investeren in hun vetreserves tijdens het rupsstadium. Dat kapitaal levert dan een buffer op voor een leven in een omgeving met een gering inkomen. De vrouwtjes afkomstig uit nectararme milieus bleken beter gebufferd tegen gewichtsverlies dan de vrouwtjes afkomstig uit nectarrijke milieus. Hoewel die buffer helemaal verdween in het lastigste voedselregime. Onze experimenten suggereren dat er mogelijk evolutionaire responsen zijn om beter te overleven in lastige milieus met een gering nectaraanbod, maar het blijft hoe dan ook een lastig verhaal voor een soort die erg afhankelijk is van nectar. De chemische samenstelling van nectar is ook niet identiek aan die van het weefsel van grassen die de rupsen eten. In andere experimenten in het laboratorium toonden we ook betekenisvolle variatie in de vliegprestaties van Bruine zandoogjes afhankelijk van hun inkomen aan nectar en van de aard van hun landschap van oorsprong, zijnde nectarrijk of nectararm (Lebeau et al. 2016b).

Ons studiewerk met Bruin zandoogje liet toe om de invloed van nectarschaarste, zoals die zich vaak voordoet in onze landschappen, kwantitatief in te schatten. Ook voor soorten die als nectar-generalist worden gezien is voldoende geprefereerde nectar een ecologische sleutelfactor om succesvol te overleven en zich voort te planten.

## Nectar en maaibeheer

Bij het maaien van hooilanden zal het plaatselijke nectaraanbod plots veranderen. In graslanden die maar eenmaal laat in het seizoen worden gemaaid na de vliegperiode van de imago's van de meeste bloembezoekende insecten, is de directe invloed op het voedselaanbod uiteraard beperkter dan in graslanden die eerder of vaker worden gemaaid. Het idee van gefaseerd maaien wordt al langer gepromoot. Bij gefaseerd maaien wordt een bepaalde zone tijdelijk niet gemaaid. Een jaar later kan een andere zone gespaard worden. Zo wordt het nectaraanbod op het perceel na de maaibeurt niet tot nul herleid. Een interessante aanpak van gefaseerd maaien voor insecten zoals dagvlinders is het zogenoemde sinusbeheer (Couckuyt 2015, De Becker et al. 2022).

In een reeks van 15 hooilanden (oppervlakte: 0,7 tot 15 ha) gingen we na wat de maaibeurt doet met de lokale vlinderaantallen in de niet-gemaaide strook. Het waren graslanden met een beheerovereenkomst waarbij de landbouwer niet mag maaien voor 15 juni, het hooi moet afgevoerd worden en tenminste 5 tot 10% van het grasland mag niet gemaaid worden. De typisch lange smalle strook die niet gemaaid wordt (3 tot 5 meter breed), wisselt tussen jaren. Toen we onderzoek deden, wisten we vooraf welke strook niet gemaaid zou worden. Het liet ons toe om vlinderaantallen te tellen langs transecten in de strook voor en na het maaien. Bovendien voerden we ook nog meer gedetailleerde gedragsstudies uit, opnieuw met Bruine zandoogjes. Voor verdere details verwijzen we naar de vakliteratuur (Lebeau et al. 2015).

Als het grasland werd gemaaid, zagen we het gemiddeld aantal graslandvlinders in de niet-gemaaide stroken verdubbelen. Voor vrouwtjes van het Bruin zandoogje was het patroon nog meer uitgesproken: de aantallen verviervoudigden in deze stroken na de maaibeurt. Voor mobiele generalistische soorten was er geen significant verschil; zij kwamen altijd voor in vrij lage aantallen in dergelijke stroken. Cameraobservaties van enkele uitgezette bloeiende planten van Gewoon knoopkruid in de stroken bevestigden een toegenomen frequentie van bloembezoek na de maaibeurt. Het aandeel van de geobserveerde vrouwtjes langs de transecten dat een bloem bezocht steeg ook beduidend (van 29,7% naar 60,3%). Hetzelfde patroon vonden we ook uit andere gedragsgegevens waarbij een reeks individuele vlinders langere tijd gevolgd werden. Uit die gegevens bleek dat vrouwtjes voor de maaibeurt gemiddeld 24,3% van hun tijd aan nectardrinken besteedden, terwijl dat na de maaibeurt steeg tot gemiddeld 36,8%. Voor mannetjes was dit respectievelijk 23,3% en 44,8%. De vluchten tussen twee stops waren na de maaibeurt gemiddeld korter en ook sneller dan voor de maaibeurt. Voor verdere resultaten zie Lebeau et al. (2015). Deze studie toonde een significant concentratie-effect van vlinders in de niet-gemaaide strook

na de maaibeurt, waardoor de competitie voor nectar significant toenam. Dergelijke invloeden worden nog maar weinig bestudeerd. Concentratie-effecten komen ook voor in naburige niet-gemaaide percelen (bv. in grasland of moerasspirearugte, mondelinge mededeling P. Vanormelingen op basis van vlindertroutes). Ook naburige mantel-zoomvegetaties met bijvoorbeeld bloeiende Braam *Rubus* sp. kunnen een rol spelen als alternatieve nectarbron voor vlinders van gemaaide percelen.

Met de weggemaaide en afgevoerde vegetatie verdwijnen onmiddellijk vele plaatselijke nectarbronnen. Naast de plaatselijke vermindering van het nectaraanbod verandert maaien het lokale microklimaat en machinaal maaien in de vliegperiode van vlinders of andere insecten leidt onvermijdelijk ook tot directe sterfte (bv. bij zandogjes: Dover et al. 2010, sprinkhanen: Kenyeres & Varga 2023). Toch schept maai-beheer ook gunstige omstandigheden voor het leggen van eitjes voor Bruine zandogjes. We observeerden meerdere vrouwtjes die pendelden tussen de nectarrijke niet-gemaaide stroken om nectar te drinken en de gemaaide delen van het grasland om er eitjes te leggen. Waarschijnlijk is die lage

gemaaide vegetatie minder risicovol voor de eileggende vrouwtjes dan de hoge dichte vegetatie waar meer rovers rondhangen, zoals spinnen. Mogelijk geldt dit ook voor de invloed van sluipwesp, met een lagere parasiteringsgraad in recent gemaaide delen (bv. Yeh et al. 2021). Daarom is de ruimtelijke combinatie van gemaaide en niet-gemaaide delen een interessant beheersysteem voor graslanden en hun ongewervelde bewoners. Over de optimale verhoudingen voor vlinders en andere bloembezoekende insecten is er nog veel te leren.

Ondanks de impact op het nectaraanbod en de directe sterfte leidt gunstig uitgevoerd gefaseerd maai-beheer tot positieve effecten op de populatiegrootte van graslandvlinders. Zo toonde een Zwitserse studie gunstige effecten aan van laat maaien en vooral van de combinatie met het behouden van ongemaaide stroken (10 tot 20%) in graslanden voor dagvlinders, met toenames in talrijkheid tot 70% in vergelijking met graslanden zonder deze aanpassingen in het maai-beheer (Bruppacher et al. 2016). Het beheer van maaien en afvoeren begunstigt het toekomstige nectaraanbod, wat belangrijk is voor het duurzaam beheer van het leefgebied. Door een afgestemd gefaseerd maai-beheer worden geschikte omstandigheden gecreëerd voor zowel larvale stadia als adulte vlinders. Binnen een gebied is de spreiding van het maai-beheer in ruimte en tijd een belangrijke voorwaarde voor een optimaal resultaat voor fauna. Dat kan een spanningsveld vormen wanneer maaiopdrachten in blok uitbesteed worden voor machinaal beheer. In Nederland werkt men aan een interessante kwaliteitsstandaard voor aannemers van maaiwerken (**Box 2**).

## Box 2: Gluren bij de burens: Kleurkeur

Het nieuwe Nederlandse initiatief 'Kleurkeur' werd ontwikkeld door de Vlinderstichting en de Stichting Groenkleur. Het beoogt een standaard te zijn voor opdrachtgevers en aannemers voor een goed maai-beheer van bermen en andere groenstroken. Het project en kwaliteitslabel voorziet bepaalde voorwaarden bij bermbeheer die vlinders en andere bloembezoekende insecten ten goede moeten komen. Zo gelden er restricties voor klepelers en bij iedere maaibeurt blijft 15 tot 30% van de vegetatie staan. Er wordt ook op toegezien dat gemaaide zones voldoende ver van elkaar blijven, om te vermijden dat plaatselijk alle nectar tijdelijk verdwijnt. Het project voorziet ook opleiding voor planners en uitvoerders van bermbeheer.

[www.vlinderstichting.nl/kleurkeur](http://www.vlinderstichting.nl/kleurkeur)



Kleine vos op Beemdkroon in een berm. (© Vilda/Jeroen Mentens)

### Meer aandacht voor nectaraanbod

Veel wilde bloemen kenden een terugval in hun verspreiding en talrijkheid in onze landschappen op mensmaat. In het landbouwgebied laat het intensief grootschalig beheer van akkers en ingezaaide graslanden weinig ruimte voor wilde bloemen. De vegetatie van bermen en andere restgebieden wordt onder invloed van o.a. stikstof minder divers, met een afname van nectarhoudende bloemplanten en dominantie van o.a. sommige grassen en brandnetels *Urtica* sp. Verder kunnen ook woekerende invasieve soorten het plaatselijk nectaraanbod verder reduceren door minder ruimte te laten voor nectarplanten (bv. dominantie van Japanse duizendknoop *Fallopia japonica*). Sommige gewassen kunnen een tijdelijke nectarpiek aanbieden (bv. Koolzaad *Brassica napus*) voor mobiele insecten, maar dan gelden ook andere negatieve invloeden zoals die van (combinaties van) gewasbeschermingsproducten. In ons moderne landschap is er vaak niet alleen weinig nectar van wilde bloemen, maar ook het probleem van de continuïteit aan nectaraanbod stelt geregeld een probleem, ook voor algemene insectensoorten.

Soms kunnen exotische planten (beperkte) alternatieven bieden voor inheemse nectarbronnen. Dat fenomeen wordt vooral in stedelijke milieus bestudeerd. Een Franse studie met medewerking van vele burgerwetenschappers toonde dat vlindersoorten met meer gespecialiseerde nectarvoorkeuren een stedelijke omgeving vaker vermijden dan voedselgeneralisten (Bergerot et al. 2010). Maar preferentie voor nectar uit exotische bloemen bleek geen garantie op succes in stedelijke omgevingen.





Figuur 6. De ingevoerde vlinderstruik heeft de reputatie van een ideale nectarbron voor vlinders, maar dat geldt niet voor alle dagvlinders (© Vilda/Lars Soerink)

Het belang van sommige exotische of ingeburgerde soorten wordt geregeld eenzijdig belicht. Een interessant voorbeeld is de Vlinderstruik *Buddleia davidii*. Deze populaire struik is erg attractief voor mobiele schoenlappers (Nymphalidae), zoals de Dagpauwoog *Aglais io* of de Atalanta *Vanessa atalanta*, maar is veel minder in trek bij bijvoorbeeld zandoogjes (Shackleton & Ratnieks 2016) (**Figuur 6**). De Britse studie van Shackleton & Ratnieks (2016) die nectargebruik van dagvlinders in tuinen analyseerde, besloot dat Koninginnenkruid of Leverkruid *Eupatorium cannabinum* de nectarbron is die aan de grootste diversiteit aan vlindersoorten voedsel kan bieden. Maar ook nectarplanten zoals Wilde marjolein *Origanum vulgare* kunnen een bredere diversiteit aan dagvlinders bekoren dan de Vlinderstruik. Maar geen enkele nectarplant in hun studie was in staat om alle geobserveerde dagvlinders aan te lokken. Het onderstreept het belang van variatie in nectarplantengemeenschappen in tuinen en elders. In onze ecologisch uitgekilde landschappen is een beheer dat leidt tot meer nectar en meer nectardiversiteit langs abiotische gradiënten een relevante zorg. De terugval van vele (bestuivende) insecten werkt immers door doorheen tal van ecologische wisselwerkingen in ecosystemen (van der Sluijs 2020).

Nectar is een cruciale ecologische hulpbron voor vlinders en voor andere bloembezoekende insecten, maar nectarbeschikbaarheid kan niet losgekoppeld worden van de andere aspecten van hun levensstijl en habitatgebruik (functioneel habitatconcept, Dennis et al. 2006, Van Dyck 2022). Nectar drinken wordt bij vlinders vooral gezien als het opnemen van voedsel. Nectar is echter ook een bron van vocht. Net als bij andere dieren is het

handhaven van de waterbalans van het lichaam ook voor vlinders een belangrijke fysiologische kwestie. Het risico op waterverlies is groter in droge graslanden of heide dan in vochtige bossen. Mogelijk verklaart dat waarom sommige graslandvlinders niet in het grasland blijven slapen maar in boomkruinen. In hoeverre droge warme omstandigheden de behoefte aan nectar drinken opdrijft, werd nog niet goed geanalyseerd. Het verdient zeker aandacht in tijden van klimaatverandering. Daar willen we in de nabije toekomst werk van maken. Onder extreem droog en warm weer zagen we Bruine zandoogjes zich verschuilen in dichte vegetatie (bv. braamstruweel) of in de schaduw van aanpalende houtkanten en bosranden. Van mediterrane Bruine zandoogjes is trouwens bekend dat ze als volwassen insect in zomerrust kunnen gaan. Onder extreem warme en droge omstandigheden kan de ontwikkeling van de eierstokken afgeremd worden en kunnen de zandoogjes langere tijd overleven aan een gering energieverbruik (Haeler et al. 2014).

Nectar en de relaties tussen insecten en bloemen zijn complexer dan vaak wordt gedacht. Over bloemen en vlinders is de wetenschap nog lang niet uitgepraat. Daarom is meer aandacht voor hoe we een gevarieerd nectaraanbod kunnen verbeteren binnen en buiten natuurgebieden (tuinen, parken, bermen ...) een belangrijke doelstelling om functionele leefgebieden van vlinders en andere bloembezoekende insecten in onze landschappen te behouden, te verbeteren of te scheppen. In tijden van klimaatverandering en extreme weersomstandigheden neemt het belang van diverse nectarbronnen in een verscheidenheid van microklimaten alleen maar toe.

## AUTEUR

Hans Van Dyck is gewoon hoogleraar Gedragsecologie en Natuurbehoud aan het Earth & Life Institute van de UCLouvain (Louvain-la-Neuve).

## CONTACT

E-mail: [hans.vandyck@uclouvain.be](mailto:hans.vandyck@uclouvain.be)

## DANKWOORD

Dank aan Julie Lebeau en Renate Wesselingh met wie de studie naar het nectargebruik bij het Bruin zanddoogje werd uitgevoerd en aan Pieter Vanormelingen, Dirk Maes en Lander Baeten voor het kritisch nalezen van dit manuscript.

## REFERENTIES

- Baude M. et al. 2016. Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* 530: 85–88.
- Bergerot B. et al. 2010. Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning* 96: 98–107.
- Bertsch A. 1983. Nectar production of *Epilobium agustifolium* at different air humidities; nectar sugar in individual flowers and the optimal foraging theory. *Oecologia* 59: 40–48.
- Bink F.A. 1992. Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bogo G. et al. 2021. Nectar chemistry is not only a plant's affair: floral visitors affect nectar sugar and amino acid composition. *Oikos* 130: 1180–1192.
- Bruppacher L. et al. 2016. Simple modifications of mowing regime promote butterflies in extensively managed meadows: evidence from field-scale experiments. *Biological Conservation* 196: 196–202.
- Clissold F.J. & Simpson S.J. 2015. Temperature, food quality and life history traits of herbivorous insects. *Current Opinion in Insect Science* 11: 63–70.
- Couckuyt J. 2015. Sinusbeheer: maaibeheer op maat van dagvlinders en insecten. Eigen rapport. <https://assets.vlinderstichting.nl/docs/69ff0fcd-1020-4559-aced-ef8bc14bd985.pdf>.
- Dainese M. et al. 2017. Landscape simplification weakens the association between terrestrial producer and consumer diversity in Europe. *Global Change Biology* 23: 3040–3051.
- De Becker P. et al. 2022. Hoofdstuk 8: Graslandbeheer. In: Van Uytvanck J. et al. (red.). *Natuurbeheer*. Uitgeverij Sterck & De Vreese. pp. 227–254.
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G. & Van Dyck H. 2006. Habitats and resources: the need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity & Conservation* 15: 1943–1966.
- Dover J.W. et al. 2010. Can hay harvesting detrimentally affect adult butterfly abundance? *Journal of Insect Conservation* 14: 413–418.
- Ehl S. et al. 2018. Sexual dimorphism in the alpine butterflies *Boloria pales* and *Boloria napaea*: differences in movement and foraging behavior. *Insect Science* 25: 1089–1101.
- Fridman S. et al. 2012. Bacterial communities in floral nectar. *Environmental Microbiology Reports* 4: 97–104.
- Goulson D. et al. 1998. Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. *Animal Behaviour* 55: 199–206.
- Haeler E. et al. 2014. What prolongs a butterfly's life? Trade-offs between dormancy, fecundity and body size. *PLoS One* 9: e111955.
- Hindle B.J. et al. 2015. Topographical variation reduces phenological mismatch between a butterfly and its nectar source. *Journal of Insect Conservation* 19: 227–236.
- James D.G. 2019. A neonicotinoid insecticide at a rate found in nectar reduces longevity but not oogenesis in Monarch butterflies *Danaus plexippus*. *Insects* 10: art276.
- Kenyeres Z. & Varga S. 2023. Effects of mowing on *Isophya costata*, Natura 2000 species, by direct mortality and management history. *Journal of Insect Conservation* 27: 305–313.
- Klaps J. et al. 2020. Towards a better understanding of the role of nectar-inhabiting yeasts in plant-animal interactions. *Fungal Biology and Biotechnology* 7: art1.
- Lebeau J., Wesselingh R.A. & Van Dyck H. 2015. Butterfly density and behaviour in uncut hay meadow strips: behavioural ecological consequences of an agri-environmental scheme. *PLoS ONE* 10: e0134945.
- Lebeau J., Wesselingh R. & Van Dyck H. 2016a. Floral resource limitation severely reduces butterfly survival, condition and flight activity in simplified agricultural landscapes. *Oecologia* 180: 421–427.
- Lebeau J., Wesselingh R.A. & Van Dyck H. 2016b. Nectar resource limitation affects butterfly flight performance and metabolism differently in intensive and extensive agricultural landscapes. *Proceedings of the Royal Society (B)* 283: 20160455.
- Lebeau J., Wesselingh R.A. & Van Dyck H. 2017. Flower use of the butterfly *Maniola jurtina* in nectar-rich and nectar-poor grasslands: a nectar generalist with a strong preference? *Insect Conservation and Diversity* 10: 258–270.
- Lebeau J., Wesselingh R.A. & Van Dyck H. 2018. Impact of floral nectar limitation on life-history traits in a grassland butterfly relative to nectar supply in different agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 251: 99–106.
- Maes D., Vanreusel W. & Van Dyck H. 2013. Dagvlinders in Vlaanderen. Nieuwe kennis voor betere actie. Uitgeverij Lannoo Campus.
- Merckx T. & Van Dyck H. 2002. Interrelations between habitat use, behavior and flight-related morphology in two co-occurring satyrine butterflies, *Maniola jurtina* and *Pyronia tithonus*. *Journal of Insect Behavior* 15: 541–561.
- Mevi-Schütz J. & Erhardt A. 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long-awaited link. *American Naturalist* 165: 411–419.
- Nepi M. et al. 2018. Nectar in plant-insect mutualistic relationships: from food reward to partner manipulation. *Frontiers in Plant Science* 9: 1063.
- Nicolson S.W. 2022. Sweet solutions: nectar chemistry and quality. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)* 377: 20210163.
- O'Brien D.M. et al. 2004. Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation. *Oikos* 105: 279–291.
- Olson M.M. et al. 2023. The dispersal of microbes among and within flowers by butterflies. *Ecological Entomology*. doi.org/10.1111/een.13239.
- Palmer-Young E.C. et al. 2019. Chemistry of floral rewards: intra- and interspecific variability of nectar and pollen secondary metabolites across taxa. *Ecological Monographs* 89: e01335.
- Parachnowitsch A.L., Manson J.S. & Sletvold N. 2019. Evolutionary ecology of nectar. *Annals of Botany* 123: 247–261.
- Renaud T. & Root-Bernstein M. 2023. Flower visitor insects display an interspecific dominance hierarchy on flowers. *Ecology* 104: e3958.
- Rusterholz H.P. & Erhardt A. 2000. Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the Adonis Blue butterfly *Lysandra bellargus*. *Ecological Entomology* 25: 81–90.
- Shackleton K. & Ratnieks F.L.W. 2016. Garden varieties: How attractive are recommended garden plants to butterflies? *Journal of Insect Conservation* 20: 141–148.
- Stefanescu C. & Traveset A. 2009. Factors influencing the degree of generalization in flower use by Mediterranean butterflies. *Oikos* 118: 1109–1117.
- Tammaru T. & Haukioja E. 1996. Capital breeders and income breeders among Lepidoptera: consequences to population dynamics. *Oikos* 77: 561–564.
- Tiple A.D. et al. 2009. Adult butterfly feeding-nectar flower associations: constraints of taxonomic affiliation, butterfly, and nectar flower morphology. *Journal of Natural History* 43: 855–884.
- Tudor O. et al. 2004. Flower preferences of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern. *Biological Conservation* 119: 397–403.
- Van der Sluijs J.P. 2020. Insect decline, an emerging global environmental risk. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 46: 39–42.
- Van Dyck H. 2021. Het Orakel van de Bosnimf. Van Vlinders en Mensen. Uitgeverij Lannoo, Tielt.
- Van Dyck H. 2022. Hoofdstuk 2: Natuurbehoud: omgaan met verandering. In: Van Uytvanck J. et al. (red.). *Natuurbeheer*. Uitgeverij Sterck & De Vreese. pp. 47–70.
- Van Swaay C.A.M. et al. 2019. The EU Butterfly Indicator for Grassland Species: 1990–2017. Technical Report. Butterfly Conservation Europe.
- Wallis de Vries M.F. et al. 2012. Changes in nectar supply: a possible cause of widespread butterfly decline. *Current Zoology* 58: 384–391.
- Wintermantel D. et al. 2020. Neonicotinoid-induced mortality risk for bees foraging on oilseed rape nectar persists despite EU moratorium. *Science of The Total Environment* 704: 135400.
- Xun E. et al. 2018. Heavy metals in nectar modify behaviors of pollinators and nectar robbers: Consequences for plant fitness. *Environmental Pollution* 242 (PartB): 1166–1175.
- Yeh Y-H et al. 2021. Parasitism rate of *Plebejus argyrognomon* under different levels of mowing management. *Entomological Science* 24: 32–34.